©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Biogeographie und Ökologie der Alpen im Lichte ihrer jüngsten geologischen Geschichte

Von H. FRANZ

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 13. Dezember 1990)

Während die ältere Geologie die Gebirgsbildung räumlich begrenzten Erdkrustenbewegungen zuschrieb, hat die moderne Plattentektonik zu der Erkenntnis geführt, daß die feste Erdrinde in voneinander durch Spalten getrennte Platten zerfällt, die sich großräumig gegeneinander verschieben. Schon A. WEGENER hatte gezeigt, daß der alte Gondwanakontinent zu Beginn des Mesozoikums zu zerfallen begann. Durch sich bildende Spalten trennten sich die brasilianisch-argentinische Masse, Indien, Madagaskar, Australien und die Antarktis vom Restkontinent Afrika und drifteten in verschiedenen Richtungen von diesem weg. Afrika und die indische Platte bewegten sich nordwärts und stießen dort auf andere Landmassen, was zur Aufwölbung der jungen alpidischen Gebirge Eurasiens führte.

Wenn auch der Deckenbau der Alpen und deren Aufwölbung großräumig gesehen die Folge der kontinuierlichen Norddrift Afrikas und zeitlich gesehen ein viele Millionen von Jahren andauernder Prozeß war, so lassen sich in der Entwicklung der Alpen zum Hochgebirge mittelfristig doch mehrere Gebirgsbildungsphasen unterscheiden. Diese waren durch relativ lange Perioden verhältnismäßig geringer tektonischer Tätigkeit voneinander getrennt, während welcher es zu einer teilweisen Einebung der Landoberflächen kam. Dieser Wechsel zwischen Aufwölbung und Einebnung läßt sich an den Spuren verschiedener Reliefgenerationen annähernd rekonstruieren.

Aus einem noch flacheren, nicht mehr erhaltenen Relief hat sich im Miozän eine Mittelgebirgslandschaft entwickelt, deren Relikte zunächst in den nördlichen Kalkalpen Österreichs, später aber auch in den Zentral- und Südalpen nachgewiesen wurden. Die alten Einebnungsflächen wurden nach einem besonders einprägsamen Beispiel aus den Kalkalpen Niederösterreichs „Raxlandschaft" (LICHTENECKER, 1938) genannt. Die Raxlandschaft wurde in einer Zeit gebildet, in der die Zentralalpen über die Kalkalpen hinweg nordwärts ins Vorland entwässert wurden. Die damaligen Gerinne hinterließen auf der flachen Kalklandschaft Quarzschotter, die sogenannten Augensteinschotter. Als später die Kalkplateaus bis über 2000 m emporgehoben wurden und dabei in einzelne Schollen zerbrachen, unterlagen die Augensteinsedimente bis auf spärliche Reste in Klüften oder eingeschwemmt in Höhlen der Abtragung. Der Raxlandschaft wird ein etwa frühmittelmiozänes Alter zugeschrieben. Mit den Resten der Augensteinsedimente haben sich auch Reste roter Böden erhalten, wie sie nur in einem subtropischen Klima gebildet werden. SOLAR (1964) gelang es, in einer Kluft des Hinteren Raxplateaus ein vollständiges Profil aufzufinden, in dem auf einer Folge

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

von Augensteinsedimenten in situ ein autochthoner roter Boden erhalten ist. Dieses Profil beweist, daß sich noch nach der Ablagerung der Augensteinschotter auf diesen ein roter Boden bilden konnte, woraus folgt, daß damals noch im Bereich der heutigen Kalkalpen ein subtropisches Klima herrschte.

Als sich in der Folge die Alpen stärker zu heben begannen, verkarstete die Kalklandschaft, wobei sie weithin unterirdisch in ausgedehnten Höhlensystemen entwässert wurde. Zwischen den einzelnen Schollen, in die inzwischen die Plateaus zerbrochen waren, bildeten sich Täler, auf deren Boden die Höhlen und die in ihnen fließenden Gewässer mündeten. Da die Mündungen der Höhlen heute meist hoch über den rezenten Talsohlen liegen, muß seitdem eine weitere starke Hebung stattgefunden haben. Diese Hebung muß vor dem Pleistozän erfolgt sein, da sich der glaziale Formenschatz der alpinen Landschaften diesen Tälern aufgeprägt hat.

Es ergibt sich daraus, daß die Alpen ein sehr junges Hochgebirge sind und daß sich die Hochgebirgsökosysteme, die sie heute beherbergen, erst in sehr junger Zeit herausgebildet haben. Die präglaziale Reliktfauna hat sich, soweit sie überlebt hat, erst im Pleistozän an die harten Umweltbedingungen eines vergletscherten Hochgebirges angepaßt.

Der glaziale Formenschatz der Alpen und ihres Vorlandes bezeugt nicht nur eine intensive Vergletscherung während der maximalen

Karte 1: Die maximale Vergletscherung Europas während des Pleistozäns

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

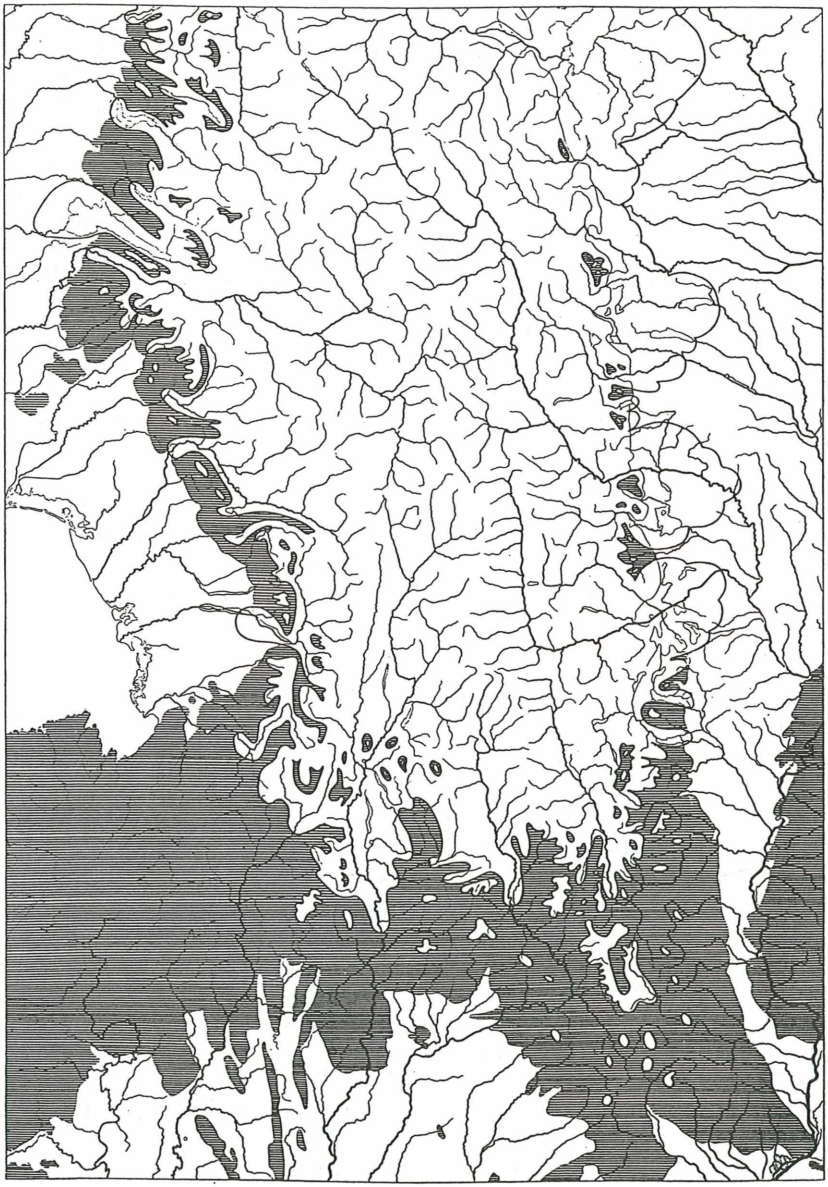
Ausdehnung der Vereisung, sondern auch eine Mehrzahl von Eiszeitperioden, die durch relativ warme Interglaziale getrennt waren. Die maximale Vereisung erreichte Europa während der beiden letzten Eiszeiten dem Riß und dem Würm. Damals war der größte Teil der Alpen von einem zusammenhängenden Gletscherschild bedeckt, und es reichte gleichzeitig das nordische Inlandeis von Skandinavien und Großbritannien über die Nord- und Ostsee bis in die norddeutsche Tiefebene, bei maximaler Ausdehnung bis zum Harz und zum N-Rand der Karpaten (Karte 1). Vom zentralen Gletscherschild flossen mächtige Gletscher durch die großen Täler bis ins Vorland. Sie türmten dort mächtige Endmoränen auf, hinter denen sich nach dem Abschmelzen große Seen aufstauten. Trotzdem lagen die Gipfel nahe dem Süd-, Ost- und Westrand der Alpen außerhalb des Eisschildes und waren nur lokal vergletschert, so daß zwischen der Oberkante der Talgletscher und der Schneegrenze im Sommer ausaperndes Gelände lag. In diesen temporär ausapernden Gebieten konnten sich präglaziale Relikte der Flora und Fauna über das gesamte Pleistozän erhalten (vgl. Karte 2).

Selbst im Bereich der höchsten Erhebungen der Zentralalpen ragten die Gipfel und Grate über die Oberfläche des Gletscherschildes empor und wurden, obwohl weit über der orographischen Schneegrenze gelegen, lokal vom Winde schneefrei gefegt. Dies ist auch in der Arktis und Antarktis der Fall. Die Eskimos nennen solche schneefreie Felsen Nunataker.

Auf die schneefreien Flächen in den Randalpen wurde vom Vorland, aber auch von anderen schneefreien Berghängen, Flugstaub aufgeweht, der in Resten bis heute dort erhalten ist. Erstmalig hat LEININGEN-WESTERBURG (1915) vom Wiener Schneeberg, dem östlichsten hochalpinen Gipfel der nördlichen Kalkalpen, äolisches Material auf dem Wettersteinkalk, der diesen Gipfel aufbaut, nachgewiesen. Die äolische Sedimentdecke über dem Kalk enthält kaum verwitterte Minerale die nur aus den kristallinen Gebirgen südlich des Schneebergs stammen konnten und daher von dort angeweht sein mußten. SOLAR hat später gleichartige Sedimente vom Raxplateau, die wir heute mit KUBIENA (1953) als Terra fusca bezeichnen, untersucht. Die Bestimmung des Mineralbestandes besorgte G. FRASL und konnte die Befunde Leiningens bestätigen. Die Terra fusca wurde später von den Gipfeln und Steilhängen abgespült und in den Hohlformen der Landschaft zusammengeschwemmt. Optimale Bedingungen für die Flugstaubverwehung herrschten offenbar zur Zeit der spätglazialen Ausaperung der Gebirge, bevor sich der Wald wieder über diese ausbreitete. Heute finden noch immer Flugstaubverwehungen in den Teilen der Alpen mit großer Massenerhebung statt, in denen große waldfreie Areale vorhanden sind. Sie erreichen heute, wie GRUBER (1980) gezeigt hat, im Bereich der Schieferhülle der Hohen Tauern bedeutende Beträge.

Die eiszeitliche Vergletscherung hat nicht bloß die Pflanzendecke vernichtet, sondern auch die gesamte Bodendecke abgetragen und mit ihr das Tierleben in den Böden ausgelöscht. Die eiszeitliche Devastierung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



Karte 2: Eiszeitkarte der Ostalpen. In der Karte ist das würmzeitlich unvergletscherte Gebirge durch Schraffierung gekennzeichnet. Die eingetragenen Vereisungsgrenzen entsprechen dem Maximum der Würmvergletscherung. Die Darstellung folgt im wesentlichen der nach den Angaben von PENCK-BRÜCKNER gezeichneten Eiszeitkarte von R. HEBERDEY (Zoogeographica 1, 1933, Taf. III) und der Eiszeitkarte von R. v. KLEBELSBERG in „Geologie v. Tirol", Berlin 1935

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

blieb aber nicht auf das vergletscherte Gebiet beschränkt, sie erfaßte auch den periglazialen Raum. In diesem gefroren die Böden bis zu großer Tiefe, in der das Eis nie auftaute, so daß Permafrost herrschte. Taute das Bodeneis oberflächlich auf, so staute das Schmelzwasser in ebenem Gelände über dem gefrorenen Untergrund, so daß Tundren entstanden. An Hängen flossen die oberflächlichen aufgetauten Boden- und Lockersedimentschichten auf dem gefrorenen Untergrund ab und kamen erst am Hangfuß, oft mit Geröll durchmischt, zur Ruhe. Diesen Vorgängen fiel der größte Teil der Lebewesen zum Opfer. In den trockenen Ebenen bildeten sich bei geringen Niederschlägen Kältesteppen, aus denen große Mengen von Löß ausgeweht wurden. In jeder Kaltzeit wurde eine Lößgeneration gebildet, auf der sich in der darauffolgenden Wärmezeit ein Boden bildete. In der darauffolgenden Kaltzeit wurde wieder Löß aufgeweht, über dem in der folgenden Wärmezeit ein neuer Boden entstand. Heute liegen im ehedem periglazialen Raum mehrere durch fossile Böden voneinander getrennte Lösse übereinander. Sie legen ebenso vom Wechsel von Kalt- und Warmzeiten Zeugnis ab, wie die Moränenwälle, welche die einzelnen Gletschervorstöße hinterlassen haben.

Für uns sind die Auswirkungen des glazialen Geschehens auf Flora und Fauna von besonderem Interesse. Beginnen wir mit den Nunatakern in den höchsten Gebirgsregionen. Daß auf ihnen an extremste Umweltbedingungen angepaßte Lebewesen die Eiszeiten überdauern konnten, wissen wir erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit. Seitdem wendet die Wissenschaft den höchsten rezenten Vorkommen von Pflanzen und Tieren in den Hochgebirgen ein besonderes Interesse zu. REISIGL und PITSCHMANN (1958–1959) haben eine Übersicht über die höchsten Fundorte von Gefäßpflanzen in den Westalpen sowie in den Ötztaler und Ortleralpen gegeben. Der höchste bisher bekannte Fundort von Blütenpflanzen in den Alpen ist wohl das Vorkommen des Gletscherhahnenfußes, *Ranunculus glacialis,* und von *Achillea atrata* am Finsteraarhorn in 4270 m, ihm folgt das Vorkommen von *Aretia pusilla* sowie von *Saxifraga muscoides* und *Saxifraga biflora* am Matterhorn in 4200 m (VARECHI 1938). Im Himalaya wurden Blütenpflanzen bis 6222 m Höhe gefunden. Tiere erreichen ähnliche Höhen. BÄBLER (1910) fand noch am Finsteraarhorngipfel, 4275 m, eine Diptere, 2 Milbenarten *(Ceratoppia bipilis* und *Erythracarus* spec.) sowie zwei Collembolen. Am Grünhörnli-Südgrat, 3350 m, in den Berner Alpen sammelte er in einer Felsritze die Spinne *Micryphantes gulosus* sowie die Milbe *Rhagidia gigas* und auf einer Firninsel am Finsteraarhorn in 3237 m mit verhältnismäßig reichlicher Vegetation von Gräsern, Moos und starkem Flechtenbewuchs eine relativ artenreiche Fauna mit den Schmetterlingen *Erebia glacialis* (Raupe), *Psodos alticolaria* (Raupe), *Setina andereggi* (Raupe), ferner Microlepidopterenraupen, den Käfer *Bembidion glaciale,* die Spinnen *Micryphantes gulosus* und *Pardosa* spec., die Milben *Caeculus echinipes, Cephaeus* spec., *Sphaerocetes orbicularis, Bdella capillata* und *Bdella vulgaris,* zwei *Lithobius*-Arten und Enchytraeiden. Thaler (1981, 1988) meldet aus den

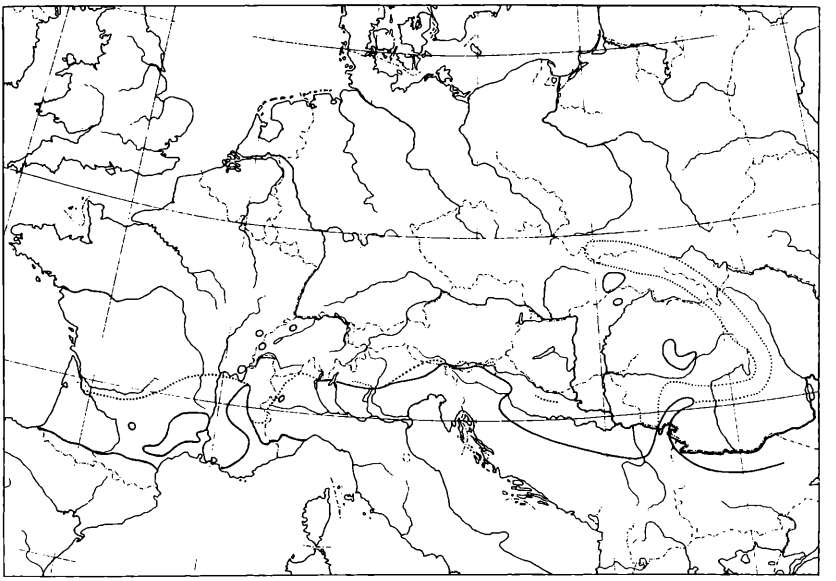
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

westlichen Ostalpen aus 2300 bis 3500 m zahlreiche Spinnenarten und weist damit nach, daß die Spinnen zu den im nivalen Bereich am artenreichsten vertretenen Tiergruppen gehören. Im Himalaya besiedeln Collembolen wie in der Antarktis und wohl auch in den Alpen die extremsten Hochlagen. Über die jedenfalls in noch größere Höhen vorstoßenden Nematoden, Tardigraden und Protozoen sind wir nur unzureichend unterrichtet. Unter den auf Nunatakern in den Alpen vorkommenden Tieren befinden sich Endemiten, die als Relikte der präglazialen Fauna anzusehen sind.

Abgesehen von diesen an extremste nivale Verhältnisse angepaßten Organismen wurden die von Inlandeis oder Gletschern überdeckten Gebiete völlig devastiert. Sie mußten, nachdem sie vom Eise wieder freigegeben worden waren, völlig neu besiedelt werden. Die Wiederbesiedlung vom Eis seit der Mitte des 19. Jahrhunderts wieder freigegebenen Gletschervorfelder in den Alpen hat JANETSCHEK (1949, 1959) eingehend untersucht und einen klaren Sukzessionsablauf feststellen können. Im Gegensatz zum Vordringen der Pioniere der Wiederbesiedlung vollzieht sich die Rückwanderung der großen Mehrzahl der Bodentiere nur langsam, ein großer Teil der eiszeitlich ausgelöschten präglazialen Bodenfauna ist in der Postglazialzeit in die devastierten Räume überhaupt nicht mehr zurückgekehrt, wie das ein Vergleich der Fauna dieser Räume mit der des Mittelmeergebietes unzweifelhaft zeigt. Dies gilt auch für die periglazialen Räume, wo in den Böden Permafrost geherrscht hat. Hier fehlen heute hochangepaßte Tiere, da sie nur über ein sehr beschränktes Migrationsvermögen verfügen. Sie haben, auch wenn sie primär geflügelten Tiergruppen angehören, das Flugvermögen verloren, sie sind blind oder mikrophthalm, sind pigmentlos und verfügen über keinen ausreichenden, sie zum Leben außerhalb des Bodens befähigenden Transpirationsschutz. Die Mehrzahl von ihnen lebt in Waldböden und geht zugrunde, wenn die Wälder geschlägert werden und die Böden dann stärkerer Austrocknung ausgesetzt werden. Ihre Verbreitung in Europa weist heute eine scharfe Nordgrenze auf.

HOLDHAUS (1954) schreibt über die Nordgrenze der petrophilen, an festes Gestein gebundenen Blindkäfer: „In dem ganzen Raum der deutschen Mittelgebirge gibt es in der Bodenfauna keine petrophilen (an festes Gestein gebundenen) Blindkäfer, da diese Arten hier offenbar ebenso wie die echten Höhlenkäfer während der Eiszeit vernichtet wurden. Auch in den Alpen wurden die terrikolen Blindkäfer der Gebirgswälder in überaus umfangreichen Gebieten zum Aussterben gebracht und vermochten nur stellenweise und auf geringe Distanz in das ehemals vergletscherte Gebiet wieder einzudringen. Die Nordgrenze der terrikolen petrophilen Blindkäfer in Europa ist eine wichtige Linie, welche in ihrem Verlauf die eiszeitlichen Verhältnisse mit großer Klarheit widerspiegelt. Die meisten terricolen Blindkäfer sind petrophil, nur sehr wenige Arten (z. B. *Leptinus testaceus* Müll., *Claviger testaceus* Preyssl., *Anommatus duodecimstriatus* Müll.) finden sich auch auf lockeren Sedimenten und sind zum Teil auch in Fennoskandien

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



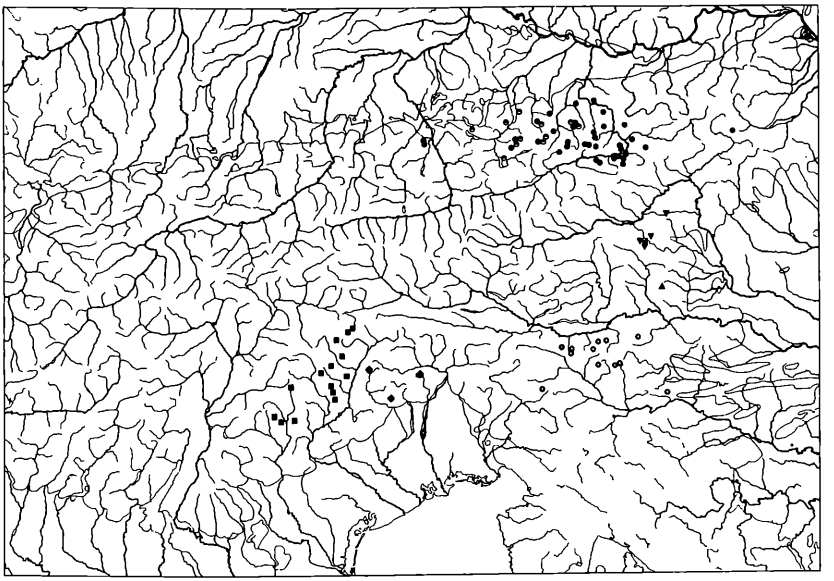
——— I. Nordgrenze der großen Areale von echten Höhlentieren, ○○ II. Kleinere Areale von echten Höhlentieren im Norden dieser Grenze, III. Nordgrenze der Blindkäfer der Gebirgswälder (teilweise mit Linie I zusammenfallend).

Karte 3: Nordgrenze der europäischen Verbreitung blinder Höhlenkäfer (ausgezogene Linie) und terrikoler Blindkäfer (punktierte Linie). Die beiden Grenzen fallen zum Teil zusammen.

einheimisch. Von den petrophilen Blindkäfern der Gebirgswälder lebt ein Teil der Arten ausschließlich im Freien im Erdboden, andere werden nicht nur im Waldboden, sondern auch in Grotten gefunden. So ergeben sich mancherlei Beziehungen zwischen der Fauna tiefer Bodenschichten und der Höhlenfauna." Karte 3 gibt nach HOLDHAUS die Nordgrenze der blinden Höhlenkäfer (ausgezogene Linie) und der terrikolen Blindkäfer (punktierte Linie) wieder. Die Karte zeigt, daß echte Höhlenkäfer und terrikole Blindkäfer in einem geschlossenen Areal nur bis in die südlichen Randgebiete der Alpen vorkommen, weiter nördlich aber fehlen. Blinde Höhlenkäfer haben sich darüber hinaus über das Pleistozän in einigen großen Höhlenräumen der nördlichen Kalkalpen und des Jura erhalten, wo offenbar auch tief unter der Gletscherdecke Überlebensmöglichkeiten bestanden. Ein terrikoler Blindkäfer, *Austriacotyphlus piffli* Scheerpeltz, hat weithin isoliert am S-Hang des Leopoldsberges bei Wien die Eiszeit überdauert. An den steilen Südhängen dieses Berges mit kalkigem Gestein sind offenbar die Frostböden aufgetaut oder es ist das Schmelzwasser über dem dauernd gefrorenen Untergrund abgeflossen, so daß die Voraussetzungen für die Persistenz dieses hochspezialisierten Bodentieres gegeben waren.

Der Großteil der in den Alpen endemischen präglazialen Relikte verfügt über wohl ausgebildete Augen, lebt an der Bodenoberfläche oder

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



Karte 4: Die Verbreitung hochalpiner Reliktendemiten aus der Gattung *Trechus* über die Massifs de Refuge der Ostalpen (aus HOLDHAUS)

nahe von dieser unter Steinen im eiszeitlich unvergletscherten Bereich nahe unter der eiszeitlichen Schneegrenze. HOLDHAUS (1954) hat die Verbreitung dieser Arten in den Ostalpen sorgfältig erforscht und in seinem zitierten Werk auf zahlreichen Verbreitungskarten zur Darstellung gebracht. Die von HOLDHAUS dargestellten Verbreitungsbilder zeigen eindrucksvoll, daß die hochalpinen Reliktendemiten in den eiszeitlich nur lokal vergletscherten Südalpen und in weit geringerem Maße in den eiszeitlich ebenfalls schwach vergletscherten NO-Alpen konzentriert sind (vgl. Karte 4). In den eiszeitlichen Refugialgebieten der Ostalpen finden sich hochalpine Tertiärrelikte aus den folgenden Käfergattungen: *Carabus, Cychrus, Leistus, Nebria, Broscosoma, Dyschirius, Trechus, Duvalius, Abax, Molops, Pterostichus, Platynus, Amara, Cymindis, Bryaxis, Neuraphes, Leptusa, Aphodius (subg. Agolius), Cryptophagus, Byrrhus, Simplocaria, Chrysolina, Chrysochloa, Crepidodera, Otiorrhynchus, Lepyrus, Dichotrachelus, Brachiodontus* und *Oreorhynchaeus.* Eine so vollständige Liste kann für die Westalpen zu Zeit mangels ausreichender Erforschung nicht erstellt werden, ebenso auch nicht für die meisten anderen Tiergruppen.

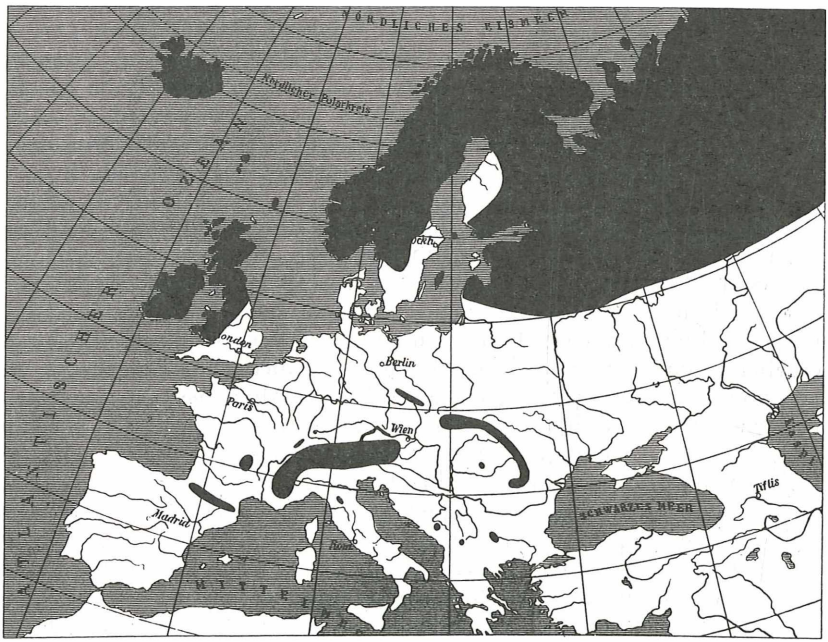
Ganz ähnliche Verbreitungsbilder ergeben sich bei vielen in den Alpen endemischen Pflanzenarten, die Botaniker haben für die an Reliktarten angereicherten präglazialen Refugien den Terminus „Massifs de Refuge" geprägt. Die heute eine beschränkte Reliktverbreitung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

aufweisenden Arten waren nicht befähigt, nach dem Abschmelzen des Eises in die eisfrei gewordenen Gebiete zurückzuwanden, während das bei den heute im ehemals vergletscherten Gebiet weitverbreiteten Arten offensichtlich der Fall war.

Subalpin lebende Endemiten mit beschränkter Reliktverbreitung finden sich nur in einem viel beschränkteren randlichen Areal der Alpen, sie bedurften zur Überdauerung der pleistozänen Eiszeiten umfangreicherer, eiszeitlich auch subalpin im Sommer ausapernder Gebiete. Sie finden sich in den Ostalpen außer am Südrand nur im Südosten nordwärts bis in den Raum der Koralpe in Ostkärnten und bis in das Grazer Bergland.

Unter den die Hochalpen besiedelnden Tierarten, namentlich unter denen, die über die Zentralalpen verbreitet sind, befinden sich viele, die eine diskontinuierliche nordisch-alpine Verbreitung aufweisen. Es sind das Arten, die während der maximalen Vereisung den periglazialen Raum zwischen der Südgrenze des nordischen Inlandeises und dem alpinen Gletscherschild bewohnten und die sich nach dem Abschmelzen des Eises einerseits nach Norden und andererseits in die Alpen und andere mittel- und südeuropäische Gebirge zurückzogen, im Zwischengebiet aber ausstarben. Die so entstandene disjunkte Reliktverbreitung bezeichnet man als boreoalpin oder allgemeiner als boreomontan (Karte 5). Eine



Karte 5: Die Verbreitung von *Nebria gyllenhali* Schönh. als Beispiel einer disjunkten boreomontanen Reliktverbreitung (nach HOLDHAUS)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Sonderform dieses Verbreitungstyps zeigt der Formenkreis der *Chrysolina crassicornis* Helliesen (FRANZ, 1938). Die Stammform befindet sich im Küstenbereich des südlichen Norwegen, in Nordschottland, Irland, den Shetlands- und Orkney-Inseln. Es sind das Bereiche, die während der Würmeiszeit unvergletschert geblieben sind, während der Rißeiszeit aber vom Eis bedeckt waren. In den Alpen leben in hohen Lagen zwischen der würmzeitlichen Schneegrenze und der Obergrenze der Talvergletscherung verschiedene junge Rassen. Es sind dies: am S-Hang des Dachsteinmassivs ssp. *holdhausi* Franz, am S-Hang der Hohen Tauern ssp. *norica* Holdhaus, im Wettersteingebirge ssp. *raetica* Franz und im Wallis ssp. *vallesiaca* Franz. Alle diese Standorte sind räumlich begrenzte Schutthalden, die würmzeitlich eisfrei geblieben waren oder doch in unmittelbarer Nähe solcher Standorte liegen. Würmüberwinterer mit ähnlicher Verbreitung, aber auf Nunatakern, kennt man in der Pflanzengattung *Hieracium*. Auch sie besitzen eine diskontinuierliche nordisch-alpine Verbreitung, die nur in der Würmeiszeit entstanden sein kann (H. HANDEL-MAZZETLI, 1936).

Eine wesentliche Vertiefung des Verständnisses der gegenwärtigen Verbreitung der Alpenpflanzen und -tiere gewinnt man, wenn man auf deren ökologische Ansprüche eingeht. Ein erster Schritt zur Erreichung dieses Zieles ist die Zuordnung der Pflanzen- und Tierarten zu den Höhenstufen der Vegetation und Fauna. Die landläufige Höhenstufengliederung der Alpen umfaßt (Franz 1979):

1. die colline Stufe,	1.–3. bilden zusammen
2. die montane Stufe,	den Waldgürtel
3. die subalpine Stufe,	
4. die Zwergstrauchstufe,	
5. die hochalpine Grasheidenstufe,	4.–6. bilden zusammen das
6. die subnivale Polster-	waldfreie hochalpine Areal
pflanzenstufe.	

Ozenda (1988) schreibt zu diesen Vegetationsstufen: „Die Vegetationsstufe ist keine natürliche Einheit an sich, sondern ein Begriff der Biogeographen zur Verwendung als Arbeitshilfsmittel. Ein zweckmäßiges Profil dient der Beschreibung der Höhenfolge der Vegetation, dabei folgt die Reihenfolge der Höhenstufen einer klaren Ordnung. Dadurch ergeben sich analoge Abfolgen auf verschiedenen Bergen, ja in verschiedenen Gebirgen. Die Höhenstufen der Alpen besitzen im großen und ganzen eine weitgehend allgemeine Gültigkeit, sie lassen sich im allgemeinen auf weiter südlich beziehungsweise weiter östlich gelegene Gebirge übertragen . . Der Schluß liegt nahe, daß die Gleichartigkeit nicht zufällig ist, sondern auf einer grundlegenden Einheitlichkeit der holarktischen Vegetation beruht."

„Durch Klimaunterschiede zwischen verschiedenen Gebieten und namentlich durch unterschiedliche geographische Breite entstehen lokal und regional vertikale Verschiebungen . . Selbst in den Alpen muß die vertikale Höhenverschiebung berücksichtigt werden. Wenn Buchenwälder der südlichen Randalpen in gleicher Höhe wie die subalpine Stufe der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nördlichen Randalpen auftreten, bedeutet das nicht . ., daß sie subalpinen Charakter haben, vielmehr steigt die montane Stufe höher, da das regionale südalpine Klima wärmer ist als in den Nordalpen." Während die Höhenstufen des Waldgürtels aus klimatischen, edaphischen und noch anderen Gründen Verschiebungen unterworfen sind, gewinnen an und über der orographischen Waldgrenze bestimmte ökologische Faktoren ein so dominantes Gewicht, daß die übrigen Faktoren ihnen gegenüber zurücktreten. Die orographische Waldgrenze ist daher eine weltweit gültige, äußerst scharfe Trennungslinie.

Da die als Schnee fallenden Niederschläge von den Pflanzen nicht sofort aufgenommen werden können, ist der Winter für die Pflanzen, die über die Schneedecke hinausragen, nicht nur eine kalte, sondern zugleich auch eine trockene Jahreszeit. Nicht nur im hohen Norden, sondern auch in den Gebirgen gemäßigter Breiten sind Schneebedeckungsdauer, Schneehöhe und Bodenfrost die entscheidenden Faktoren für die Begrenzung des Baumwuchses (LARCHER, 1980). Das bedeutet mit anderen Worten gesagt, daß die Lebensform Baum an der Baumgrenze aufhört, eine adäquate Lebensform zu sein. Die alpine Waldgrenze ist daher eine für die gesamte boreale und gemäßigte Zone allgemeingültige ökologische Grenze, an der das bewaldete Areal der tieferen Gebirgslagen scharf von unbewaldeten Hochlagen getrennt wird.

Es sei hier vorweg festgestellt, daß ebenso auch die Trennungslinie der hochalpinen Grasheidenstufe von der subnivalen Polsterpflanzenstufe durch einen einzigen ökologischen Faktor, durch die Andauer der winterlichen Schneedecke, bestimmt wird. Die Bildung geschlossener Rasen erfordert eine bestimmte mindeste Länge der Vegetationszeit. Ist diese nicht mehr gegeben, werden die Rasen lückig und durch eine diskontinuierliche Polsterpflanzenvegetation ersetzt.

Ergänzend muß allerdings bemerkt werden, daß die natürlichen ökologischen Bedingungen an der orographischen Waldgrenze in Europa und weit darüber hinaus anthropogen stark beeinflußt worden sind. Als Beispiel für die nördlichen Randalpen ist die Geschichte der hochsubalpinen Wälder und der Waldgrenze im Bereich des Dachsteinplateaus und des Nordabhanges des Dachsteins in den nordöstlichen Kalkalpen in den letzten 3500 Jahren nach KRAL (1972) dargestellt. Die natürliche Waldgrenze hat sich von ihrem Höchststand in der postglazialen Wärmezeit in 1975 m auf 1820 m in der Gegenwart abgesenkt. Sie wurde jedoch anthropogen auf 1585 m (Untergrenze von *Pinus mugo*) herabgedrückt, wobei die Schlägerungen am Plateau stets zur Gewinnung von Almweideflächen vorgenommen wurden und jede Intensivierung des Weidebetriebes in eine längere klimatisch begünstigte Periode fällt. Unter natürlichen, vom Menschen noch unbeeinflußten Verhältnissen bestand oberhalb der Waldgrenze nur eine sehr schmale natürliche Kampfzone. Zur Zeit des Waldgrenzenhöchststandes war ein eigener Latschengürtel noch nicht ausgebildet. Seit dem Einsetzen der nachwärmezeitlichen Klimarückschläge gibt es oberhalb der Waldgrenze eine eigene Baumgrenze, die zum Teil höher als die natürliche Waldgrenze liegt, weil die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

500 bis 700 Jahre alt werdenden Baumarten in der subalpinen Stufe als Relikte aus klimatisch günstigerer Zeit ungünstige Perioden unter Umständen überdauern können. Die am Dachstein wie an anderen Gebirgsstöcken der nördlichen Kalkalpen weite Gebiete einnehmenden Latschenbestände sind erst unter menschlichem Einfluß entstanden.

Dies gilt mit großer Wahrscheinlichkeit ebenso für den Zwergstrauchgürtel, der sich in den kristallinen Gebirgszügen der Alpen zwischen die Waldgrenze und den alpinen Grasheidengürtel einschiebt. Er ist im kontinentalen Kerngebiet der Alpen, in Graubünden, sehr schwach ausgebildet und gewinnt gegen den Randbereich zum Beispiel in den Niederen Tauern an Bedeutung (HÜBL und NIKLFELD, 1973). Es sei hier ergänzend bemerkt, daß die Krummholz- und Zwergstrauchstufe keine hochalpine, sondern eine verarmte Waldbodenfauna beherbergt und demnach auch zoologisch eindeutig dem Waldgürtel angehört.

Das gilt nicht für die Felsenheiden, die als Enklaven im Waldgürtel der Alpen auftreten. Sie beherbergen eine der alpinen sehr ähnliche Flora und Fauna (FRANZ, 1939, 1951, 1979) und sind vor allem in den Kalkalpen weitverbreitet. Sie stellen Reliktstandorte dar, an denen sich eine den Wald meidende heliophile Flora und Fauna aus der Zeit vor der postglazialen Wiederbewaldung auf aus edaphischen Gründen waldfrei gebliebenen Flächen bis zur Gegenwart erhalten hat. Der niedrigste mir bekannte Felsenheidestandort liegt am Ostrand des Grazer Berglandes in 450 m Seehöhe im Bereich der steilen Kalkwände der Weizklamm in besonnter Westexposition. Hier lebt u. a. der Käfer *Otiorrhynchus picitarsis,* dessen nächster Standort die Felsenheiden des Schneeberges und der Rax in 1700 bis 2000 m Höhe sind. Auch isolierte Kalkberge der nördlichen Kalkalpen, die nicht bis in die alpine Grasheidenstufe emporragen, beherbergen eine weithin isolierte heliophile Felsenheidenfauna. Als Beispiel sei der nur 1181 m hohe Schieferstein südlich von Steyr genannt. Sein felsiger West-Ost streichender, mit einer Felsenheide bewachsener Kamm bricht über 100 m steil nach Süden ab, während er nordseitig bis zur Kammhöhe bewaldet ist. Auf dem maximal 2 m breiten Grasheidegrat leben als extreme Relikte *Otiorrhynchus nocturnus, O. pigrans* und *Timarcha goettingensis. O. nocturnus* ist ein ausschließlicher Felsenheidenbewohner. Auch felsige Gipfel, die wegen ihrer Windausgesetztheit nicht mit Krummholz bewachsen sind wie der Gippel, 1667 m, in den niederösterreichischen Kalkalpen, beherbergen eine typische Felsenheidefauna. Ich fand dort auf einem nur etwa 200 m^2 umfassenden Felsenheideareal die sonst hochalpin lebenden Käfer *Trechus hampei, Amara norica, Cymindis coadunata* und *Byrrhus picipes.*

Die untere Verbreitungsgrenze der hochalpinen Fauna fällt, wenn man von hochliegenden Felsenheideenklaven absieht, mit der Untergrenze der hochalpinen Grasheiden zusammen. Im hochalpinen Grasheidegürtel treten in den europäischen Hochgebirgen ostwärts bis zum Zentralkaukasus einander zwei Biozönosen scharf gegenüber: die relativ trockenen alpinen Grasheiden und die feuchten Schneetälchen (FRANZ 1943). Der sie trennende ökologische Faktor ist die Andauer der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

winterlichen Schneedecke. Die Schneetälchen verdanken dem Umstand ihre Existenz, daß über der Waldgrenze der Schnee windgetrieben ungleich verteilt und in Mulden angereichert wird.

Die Zusammensetzung der Zoozönose der alpinen Grasheiden und der Schneetälchen hat in den mittleren Hohen Tauern erstmals H. FRANZ (1943) eingehend beschrieben. Die Tiergemeinschaft der hochalpinen Grasheiden enthält vorwiegend heliophile, zum Teil auch thermophile Tierarten, in den Massifs de Refuge zum Teil präglaziale Relikte. Ich gebe nachstehend die Beschreibung der Zoozönose der Grasheiden aus FRANZ (1979) mit Ergänzung durch SCHMÖLZER (1962) und AMIET (1967) wieder.

Tabelle 1 stellt einander für die Käfer die für die alpine Grasheide kennzeichnenden Arten für 5 Teilgebiete der Alpen, aus denen biozönotische Zusammenstellungen vorliegen, gegenüber. Mit einem sind Arten gekennzeichnet, die als nahezu über den ganzen Alpenbogen verbreitete Charakterarten der alpinen Grasheide gelten können. Ein e vor dem Namen bedeutete, daß es sich um in Teilgebieten der Alpen endemische Formen handelt.

Bei *Carabus alpestris* und *putzeysianus* handelt es sich um nahe verwandte, in der Gattungsgruppe *Orinocarabus* zusammengefaßte Arten. Die *Amara*-Arten *cuniculina, alpestris* und *puncticollis* gehören in die nahe verwandten Subgenera *Leirides* und *Leiromorpha*, denen in den Alpen noch eine Reihe weiterer englokal verbreiteter Species wie *A. nobilis, spectabilis, alpicola* und *uhligi* angehören, die durchwegs typische Grasheidentiere sind. Die Verbreitung findet sich bei HOLDHAUS (1954) dargestellt. Die *Aphodius*-Arten aus dem Subgenus *Agolius* sind typische Grasheidentiere, deren Larven im Boden von Pflanzenwurzeln leben. Auch dieses Subgenus ist in den Alpen mit weiteren Endemiten vertreten, nämlich *A. praecox, pollicatus, amblyodon, schlumbergeri, samniticus, penninus, liguricus* und *montanus.* Von diesen Arten kommen *montanus* nur auf Kalkgestein, *praecox* nur auf Kristallin vor. Ebenso sind die Genera *Trechus, Pterostichus* s. l. und *Otiorrhynchus* in den Alpen durch viele ausschließlich hochalpin lebende Arten mit zum Teil sehr beschränkter Verbreitung vertreten. Manche von diesen sind allerdings nicht Grasheiden-, sondern Schneetälchenbewohner.

Die in der Tabelle aus den Kalkalpen angeführten Käferarten bewohnen überwiegend das Firmetum, die Seslerieten sind von vielen Phythophagen und Blumenbesuchern bevölkert, aber relativ arm an petrophilen Bodenbewohnern. Die aus dem Kristallin der Zentralalpen angegebenen Arten bevölkern großenteils das Curvuletum. In Fällen, wo sie vorwiegend auf Schuttfluren vorkommen oder im betreffenden Gebiet überhaupt selten sind, wurden die Namen in Klammern gesetzt.

Die Seslerieto-Sempervireta der Hohen Tauern stocken auf karbonathältigen Gesteinen, vorwiegend Kalkglimmerschiefer, der sandige, wasserdurchlässige Böden liefert. Sie stellen deshalb relativ trockene und warme Standorte dar, die eine Reihe wärmebedürftiger Pflanzen- und Tierarten beherbergen. Ihre Avertebratenfauna ist viel arten- und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 1: Die Coleopteren-Zönose der hochalpinen Grasheidenstufe in verschiedenen Teilen der Alpen

Gesäusealpen nordöstliche Kalkalpen (FRANZ 1950, 1974)	Pizzo de la Presolana Bergamasker Alpen (FRANZ 1971)	Glocknergebiet Hohe Tauern (FRANZ 1943)	Östliche Brennerberge Tirol (SCHMÖLZER 1962)	Haute Vallée de la Vesubie Alpes Maritimes (AMIET 1967)
Carabus alpestris alpestris	*Carabus alpestris castanopterus*	*Carabus alpestris hoppei*	*Carabus alpestris hoppei*	*Carabus putzeysianus*
–	*Broscosoma relictum*	–	–	–
Trechus hampei	*Trechus longobardus*	–	–	–
Amara cuniculina	*Amara alpestris*	*(Amara quenseli)*	*(Amara quenseli)*	*Amara puncticollis*
Licinus hoffmannseggi	*Licinus hoffmannseggi*	*(Licinus hoffmannseggi)*	–	–
Pterostichus lineatopunctatus	*Pterostichus lombardus*	–	–	–
Pterostichus morio (= maurus)	*Pterostichus multipunetatus*	–	–	*Pterostichus morio (= maurus)*
–	–	*(Pterstichus kokeili)*	*Pterostichus kokeili*	–
Pterostichus illigeri	–	–	–	–
Pterostichus panzeri	–	–	–	–
–	*Abax oblongus*	–	–	–
Cymindis vaporariorum	–	*(Cymindis vaporariorum)*	*(Cymindis vaporariorum)*	*Cymindis vaporariorum*
Staphylinus brevipennis pseudoalpestris	–	*Staphylinus brevipennis pseudoalpestris*	–	–
Staphylinus ophthalmicus hypsibatus	*Staphylinus ophthalmicus hypsibatus*	*Staphylinus ophthalmicus hypsibatus*	*Staphylinus ophthalmicus hypsibatus*	*Staphylinus ophthalmicus*
Quedius alpestris	–	*Quedius alpestris*	*Quedius alpestris*	*Quedius subalpestris*
Corymbites rugosus	–	*Corymbites rugosus*	*Corymbites rugosus*	*Corymbites rugosus*
Corymbites cupreus	*Corymbites cupreus*	*Corymbites cupreus*	*Corymbites cupreus*	–
Paranomus guttatus	–	–	–	–
Dasytes alpigradus	?	*Dasytes alpigradus*	*Dasytes alpigradus*	?
Byrrhus picipes	–	–	–	–
Aphodius (Agolius) montivagus	*Aphodius (Agolius) limbolarius*	*Aphodius (Agolius) limbolarius*	–	–
Otiorrhynchus costipennis	*Otiorrhynchus arenosus*	–	–	*Otiorrhynchus pedemontanus*
(Otiorrhynchus dubius)	–	*Otiorrhynchus dubius*	*Otiorrhynchus dubius*	–
Otiorrhynchus auricapillus	*Otiorrhynchus tingens*	–	–	*Otiorrhynchus lanuginosus*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

individuenreicher als die der Curvuleten und hat eine Reihe von Arten mit den Schuttfluren gemeinsam. In der Mesofauna des Bodens dominieren Enchytraeiden, während in den Curvuleten Käfer- und Fliegenlarven dominieren. Subalpine Arten, auch Ameisen, steigen in ihnen höher empor als anderwärts.

Die typischen Grasheidenbewohner aus anderen Tiergruppen sind bisher in wenigen Veröffentlichungen biozönotisch behandelt.

Ich habe (FRANZ, 1943) für die mittleren Hohen Tauern als Charakterarten der Grasheiden angeführt: die Schmetterlinge *Melithaea asteria, Melithaea cynthia, Argynnis pales, Erebia gorge, E. lapponna, E. tyndarus, Hesperia cacaliae, Agrotis fatidica, Anarta melanopa* var. *rupestris, Plusia hohenwarthi, Gnophos zellerarius, Psodos coracinus, Arctia quenseli, Endrosa roscida* var. *melanomos, Endrosa irrorella* var. *nickerli, Zygaena exulans, Oreopsyche plumifera, Titanio phrygialis, Scoparia valesialis* und *Asarta aethiopella.*

Eine weitere in den hochalpinen Grasheiden artenreich vertretene und für sie typische Insektengruppe sind die Fliegen, von denen allerdings viele nicht ausschließlich im alpinen Grasheidengürtel vorkommen. Dies trifft zum Beispiel für die meisten in den Hochalpen vorkommenden Tipuliden zu. So für die im Grasheidengürtel überaus häufige Tipula excisa, die BEZZI für Höhen von 1200 bis 2800 m angibt, oder *Tipula irregularis,* die von der Kampfzone des Waldes bis 2900 m gefunden wurde. *Tipula strobliana* lebt vorwiegend hochalpin, *Tipula franzi* ausschließlich über der Kampfzone des Waldes, beide leben bevorzugt in alpinen Grasheiden. Die ♀♀ von *Tipula franzi* sind ungeflügelt. Die Tipuliden spielen in der Grasheidenbiozönose eine wichtige Rolle, denn ihre großen Larven finden sich häufig im Boden und verzehren große Mengen von Pflanzenwurzeln. Eine andere wichtige Gruppe sind die kleinen Sciariden, deren Larven zu Hunderten in einem Quadratmeter Rasenboden leben können und zu den bedeutendsten Detritophagen gehören. Dies gilt auch für die Bibioniden, von denen allerdings kaum eine Art ausschließlich hochalpin leben dürfte. Von den räuberischen Empididen sind vor allem einige Vertreter der Gattung *Rhamphomyia,* so *Rh. anthracina* und *Rh. loewi* in den alpinen Grasheiden sehr häufig. Die in den hochalpinen Grasheiden artenreichste Dipteregruppen sind die Musciden und Anthomiiden, die in den Hochalpen zu den wichtigsten Blütenbestäubern zählen. Von den Hymenopteren treten hochalpine *Bombus*-Arten am häufigsten in den hochalpinen Grasheiden auf, die Ameisen steigen in ihnen nur wenig hoch empor, sie überschreiten vielerorts sogar die Obergrenze der Zwergstrauchstufe nicht.

Die Orthopteren sind in der hochalpinen Grasheidenstufe spärlich vertreten, am höchsten steigt in den Zentralalpen *Aeropus sibiricus* empor. *Anechura bipunctata* findet sich nur am S-Hang der Zentralalpen und erreicht in der Grasheide im Glocknergebiet 2450 m.

Außerordentlich verschieden von der Biozönose der hochalpinen Grasheide sind die Schneetälchenbiozönosen des Grasheidengürtels, von denen die auf Kalk von der auf Kristallin sehr verschieden ist.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wo in der alpinen Grasheidenstufe der kristallinen Gebirge die Vegetationszeit für die Rasenpflanzen infolge langer Schneebedeckung zu kurz wird, tritt an ihre Stelle in streng zonarer Anordnung eine Schneetälchenvegetation, deren typisches Glied das *Salicetum herbaceae* ist. In diesem unterscheidet man in Abhängigkeit von der Andauer der Schneedecke 3 Faziesbereiche: An die Grasheide (Curvuletum) anschließend die Fazies mit *Ligusticum mutellina*, dann die Fazies mit *Gnaphalium supinum* und schließlich die Normalfazies. Wird die Aperzeit im Sommer kürzer als 8 Wochen, dann vermag auch *Salix herbacea* nicht mehr zu gedeihen, und es treten Moose an seine Stelle, zunächst *Polytrichum*-Arten und *Pohlia commutata* und schließlich das Lebermoos *Anthelia juratzkana*. Die Tierwelt der hochalpinen Schneetälchen und ihre Umwelt wurde vor allem von KÜHNELT (1932, 1969) eingehend geschildert. Die Fauna der Schneetälchen zeigt wie die Flora eine zonare Anordnung. Auf den am längsten von Schnee bedeckten Flächen, die nur von Kryptogamen bewachsen sind, leben nur Rhizopoden, Rotatorien, Enchytraeiden, Tardigraden und Lumbriciden sowie Schnecken (KÜHNELT, 1969). Die sommerlichen Schneeränder sind von einer auf Silikatgestein relativ armen, auf Kalkgestein artenreicheren Schneerandfauna bevölkert. Leitform der Schneetälchengemeinschaft ist in den Ostalpen westlich bis zum Brenner *Nebria hellwigi*, und zwar in den Zentralalpen die Forma typica, in den nördlichen Kalkalpen die ssp. *calcicola*. Weiter westlich sind andere Leitformen zu suchen, die bisher noch nicht festgestellt sind. In den mittleren Hohen Tauern treten neben *Nebria hellwigia* am Rande der sommerlichen Schneeflecken mit großer Stetigkeit *Nebria castanea brunnea, Bembidion pyrenaeum glaciale, B. bipunctatum nivale, Otiorrhynchus dubius*, etwas weniger konstant *Helophorus schmidti, Atheta tibialis, Aleochara rufitarsis, Quedius punctatellus, Byrrhus alpinus* und *Phytodecta affinis*, die Hemipteren *Saldula saltatoria* und *S. C-album*, ferner die Milben *Parasitus jugulatus (= P. anomalus)* und nicht auf Schneetälchen beschränkt *Microtrombidium sucidum* sowie die Spinne *Erigone remota* auf. Die Schneckengemeinschaft umfaßt *Eucobresia nivalis, Arianta arbustorum, Phenacolimax annularis* und *Vitrea diaphana*. Die Schneetälchenfauna in den Zillertaler Alpen (CHRISTANDL-PESKOLLER und JANETSCHEK, 1976) ist derjenigen in den Hohen Tauern sehr ähnlich, aber etwas artenärmer.

Die Tiergemeinschaft der Kalkschneetälchen, besonders die der Schneedolinen und Schneegräben der Karsthochflächen und der Wächtenbereiche der Gipfel, die nicht über die Grasheidenstufe emporragen, hat ein eigenes Gepräge (FRANZ, 1979). Hier leben an *Soldanella alpina* im östlichen Teil der nördlichen Kalkalpen *Brachiodontus alpinus* und wahrscheinlich an einer Caryophyllacee *Trachysoma alpinum*, ferner an Moosen *Dichotrachelus vulpinus* und an hochgelegenen, lange schneebedecken Standorten vom Toten Gebirge westwärts *Trechus glacialis*. Als Schneerandtiere treten ferner in den nördlichen Kalkalpen auf: *Otiorrhynchus punctifrons* und *Nebria germari*, unter den Schnecken *Cylindrus*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

obtusus, unter den Collembolen *Hypogastrura monticola* und *H. oreophila, Friesea albida, Onychiurus alpinus* und *Tetracanthella furcata.* Dazu kommen die Weberknechte *Dicranopalpus gasteinensis* und einige *Ischyropsalis*-Arten sowie der Diplopode *Listrocheiritium cervinum,* der übrigens wie auch *Dicranopalpus* auch in den Zentralalpen vorkommt. In den südlichen Kalkalpen leben zahlreiche präglaziale Relikte, besonders aus den Genera *Trechus* und *Otiorrhynchus* ausschließlich an sommerlichen Schneerändern.

Im zentralen Kaukasus gibt es Schneetälchen, die den alpinen analog sind. Dagegen habe ich im Ostkaukasus in dem sehr breiten Grasheidengürtel im Raume von Kurusch keine Schneetälchen gesehen. Der Schnee scheint hier zumindest bis 2500 m im Frühsommer so rasch abzuschmelzen, daß auch in den Geländemulden die Vegetationszeit lang genug für die Entwicklung der Grasheide ist. Die Obergrenze geschlossenen Rasens scheint hier nach erhaltenen Auskünften um 3000 m zu liegen. Mir selbst war es leider aus physischen Gründen nicht möglich, bis zu dieser Höhe zu gelangen. Auf die Höhenstufengliederung im Ostkaukasus wird aber in dem Beitrag von G. ABDURAKHMANOV eingegangen werden.

Es steht nun noch aus, die oberste Höhenstufe in den Alpen, die Polsterpflanzenstufe, zu besprechen. Der von mir Polsterpflanzenstufe benannte Vegetationsgürtel oberhalb der alpinen Rasengrenze wird von vielen Botanikern als subnivale Stufe bezeichnet. FRIEDEL (1956) hat dagegen den zutreffenden Einwand erhoben, daß es nicht sinnvoll ist, die Grenze zwischen allen anderen Höhengürteln botanisch festzulegen, nur jene gegen den nivalen Bereich nach abiotischen Gesichtspunkten, indem man dazu die Firngrenze heranzieht. Er hat weiter darauf hingewiesen, daß die tatsächliche Firngrenze innerhalb weniger Jahre über Hunderte Meter schwankt, während die Vegetation auf derartige Schwankungen nur sehr träge reagiert. Ich selbst habe frühzeitig die Forderung erhoben (FRANZ, 1939), Biozönosen aufgrund ihres Artenbestandes und nicht aufgrund anderer Merkmale abzugrenzen, was auch für die Höhenstufen im Gebirge gilt.

Hinsichtlich der Vegetation ist nun entscheidend, daß an der alpinen Rasengrenze nicht bloß der geschlossene Rasen, sondern gleichzeitig auch die Dominanz der Gräser, die für den alpinen Grasheidengürtel so typisch ist, ein Ende findet. Es steigen zwar Gräser im Gebirge noch höher empor, sie werden aber nicht dominant, vielmehr treten anstelle des alpinen Rasens Polsterteppiche, in denen sich die kleinen Nivalgräser nur einzeln eingestreut finden (FRIEDEL, 1956).

Der Großteil der die hochalpine Grasheidenstufe bevölkernden Tiere tritt nicht in die Polsterpflanzenstufe über. Die Länge der Vegetationszeit ist für ihre Entwicklung offenbar zu kurz. ATHIAS HENRIOT (1981) hat beim vergleichenden Studium des Entwicklungszyklus der Parasitiformes unter den Milben festgestellt, daß sich dieser mit der Seehöhe zunehmend verspätet. Sie berichtet dazu: „In einem PedoGAMASU-Bestand vollzieht sich im ökologischen Frühling gleichzeitig der Beginn der Schlüpfperiode der Jungtiere und das Absterben der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

überwinterten Adulten. Die Adultendominanz, die als Prozentanteil der ♀♀ ausgedrückt wird, weist ein Frühlingsminimum auf, das im westeuropäischen Flachland in den April und Mai fällt. Diese Dominanz nimmt in der Folge zu, um einen zeitlich wenig variablen Sommerwert zu erreichen. Die Zunahme der Adultendominanz ist die Folge des Eintrittes der im Frühjahr geschlüpften Cohorten in die Adultenstase. Der Prozentsatz der ♀♀ in den verschiedenen Höhenstufen des Untersuchungsgebietes (mittlere Hohe Tauern) zeigt, daß die PedoGAMASU-Bestände der Polsterpflanzenstufe im Juli und August mit 32 % noch im Frühjahrsstadium stehen, während diejenigen der Waldstufe mit 48 % bereits das Sommerstadium erreicht haben."

Auch CZERMAK (1981) konnte bei Spinnen (Lycosiden) eine Verspätung der Entwicklung mit zunehmender Seehöhe feststellen. Während die Populationsentwicklung bei den untersuchten Arten in der alpinen Grasheide in 2400 m Seehöhe in 3 Vegetationsperioden abläuft, ist sie 500 m tiefer im Waldgrenzbereich schon in 2 Vegetationsperioden abgeschlossen. In der Polsterpflanzenstufe wurde sie nicht beobachtet. Es ist jedoch offenbar, daß die Entwicklungsdauer poikilothermer Tiere vom Wärmefaktor abhängig ist und daß der mit zunehmender Seehöhe abnehmende Zustrom von Strahlungswärme schließlich einen Grenzwert erreicht, an dem der Entwicklungszyklus vieler Tiere nicht mehr abgeschlossen werden kann. Dies wird auch durch Beobachtungen über die Schwankung der Obergrenze der Verbreitung von *Anechura bipunctata* und *Serviformica lemani* im Pasterzenvorland während der Periode 1938–1978 durch FRANZ und WEISS (1981) erhärtet. Die Höhenverbreitung der beiden Arten wurde in den Jahren 1938, 1958 und 1978 kartiert und ergab in Abhängigkeit von dem zunehmend ungünstigeren Verlauf des sommerlichen Wettergeschehens ein fortschreitendes Absinken der Höhenverbreitung. An der Obergrenze der Verbreitung wurden jeweils nur einzelne ♀♀ der beiden Arten gefunden, die nicht zur Fortpflanzung gelangt waren.

Trotzdem gibt es einige Bodentierarten, die in den Alpen ausschließlich die Polsterpflanzenstufe bewohnen. Eine solche Tierart ist in den Niederen und Hohen Tauern der Käfer *Nebria atrata,* der in den mittleren Hohen Tauern an der Untergrenze der Polsterpflanzenstufe schlagartig in großer Zahl auftritt. An der Ostgrenze der Art in den östlichen Niederen Tauern findet sie sich dagegen nur noch spärlich und auf kleine Areale der höchsten Gipfel beschränkt. Weitere nur die Polsterpflanzenstufe der Alpen besiedelnde Tierarten sind die boreoalpin verbreiteten Enchytraeiden *Bryodrilus parvus* und *Henlea glandulifera* (NURMINEN, 1977). Wahrscheinlich kommen noch einige Collembolen hinzu, deren Höhenverbreitung bedarf jedoch noch eingehenderer Erforschung. In den Schweizer Alpen ist *Nebria bremii* eine Charakterart der Polsterpflanzenstufe.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

AMIET, J. L. (1967): Les groupements des Coléoptères terricols de la Haute Vallée de la Vesubie (Alpes Maritimes). Mem. Mus. Nat. Hist. N. S. Sér. A, 46, 125–213, Taf. I–VIII.

ATHIAS-HENRIOT, C. (1981): Über die subalpinen und alpinen PedoGAMASU-Bestände (Parasitiformes, Gamasidae) des Glocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich). Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern 4, 95–100.

BÄBLER, E. (1910): Die wirbellose, terrestrische Fauna der nivalen Region. Rev. suisse de Zool. 18, 761–915, Taf. 6.

CHRISTANDL-PESTOLLER, H., und JANETSCHEK, H. (1976): Zur Faunistik und Zoozönotik der südlichen Zillertaler Hochalpen. Alpen-Biolog. Studien VII. Veröff. Univ. Innsbruck 101, 134 S.

CZERMAK, B. (1981): Autökologie und Populationsdynamik hochalpiner Araneen unter besonderer Berücksichtigung von Verteilung, Individuendichte und Biomasse im Grasheidebiotop. Veröff. österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern 4, 101–151.

FRANZ, H. (1938): Revision der Verwandtschaftsgruppe der Chrysomela gypsophilae Küster (Coleopt. Chrysomel.) Entom. Bl. 34, 190–210, 249–273.

FRANZ, H. (1939a): Grundsätzliches über tiersoziologisches Aufnahmsmethoden mit besonderer Berücksichtigung der Landbiotope. Biol. Rev. 14, 369–398.

FRANZ, H. (1939b): Steppenrelikte in Südostmitteleuropa und ihre Geschichte. VII. Int. Kongr. f. Entomol. Berlin, 15.–20. Aug. 1938, 102–117, Taf., 9 und 10.

FRANZ, H. (1943): Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern, ein Beitrag zur tiergeographischen und -soziologischen Erforschung der Alpen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien 107, 552 S, 14 Taf., 11 Karten.

FRANZ, H. (1951): Der „hochalpine" Charakter der Felsenheidenfauna der Ostalpen. Biol. generalis 19, 300–331.

FRANZ, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge. 495 S. Verl. Ulmer, Stuttgart.

FRANZ, H., und WEISS, E. (1981): Zur Kenntnis der Ökologie der alpinen Verbreitungsgrenze heliophiler Arthropoden. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern 4, 237v–246, 1 Karte.

FRIEDEL, H. (1956): Die alpine Vegetation des obersten Mölltales (Hohe Tauern). Erläuterungen zur Vegetationskarte der Umgebung der Pasterze (Großglockner). Wiss. Alpenvereinshefte 16, 153 S., XII Taf.

GRUBER, F. (1980): Die Verstaubung der Hochgebirgsböden im Glocknergebiet. Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern 3, 69–90.

HANDEL-MAZZETTI, H. v. (1936): Die Taraxacum-Arten nordischer Herkunft als Nunatakerpflanzen in den Alpen. Verh. zool. bot. Ges. Wien 85, S. 26–41, 2 Abb.

HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. zool. bot. Ges. Wien 18, 493 S., 52 Taf., 1 Karte.

HÜBL, E., und NIKLFELD, H. (1973): Über die regionale Differenzierung von Flora und Vegetation in den österreichischen Alpen. Acta botan. Acad. Sci. Hungar. 19, 147–164.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

JANETSCHEK, H. (1949): Tierische Sukzession auf hochalpinem Neuland. Nach Untersuchungen am Hintereis-, Niederjoch- und Gepatschferner in den Ötztaler Alpen. Ber. naturw. med. Ver. Innsbruck 48–49, 1–215, Taf. I–VII.

JANETSCHEK, H. (1956): Das Problem der Eiszeitüberdauerung durch Tiere (Ein Beitrag zur Geschichte der Nivalfauna), Österr. zool. Zt. 6.

JANETSCHEK, H. (1958): Über die tierische Wiederbesiedlung im Hornerkees-Vorfeld (Zillertaler Alpen. De Natura Tirolensi, Prenn-Festschrift), Innsbruck, 209–246. Univ.-Verl. Wagner.

KRAL, F. (1972): Zur Vegetationsgeschichte der Höhenstufen im Dachsteingebiet. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 85, 137–151.

KUBIENA, W. (1953): Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. 392 S., 26 Farbtafeln.

KÜHNELT, W. (1932): Beitrag zur Kenntnis der Lebensbedingungen am hochalpinen Schneerand. Anz. Akad. Wiss. Wien 18, 1–3.

KÜHNELT, W. (1969): Zur Ökologie der Schneerandfauna. Zool. Anz. Suppl. 32, 707–721.

LARCHER, W. (1980): Ökologie der Pflanzen (3. Aufl.), 399 S. Verl. Ulmer, Stuttgart.

LEININGEN, W. GRAF zu (1915): Über die Einflüsse von äolischer Zufuhr auf die Bodenbildung (Mit besonderer Berücksichtigung auf die Roterde). Mitt. geol. Ges. Wien, 8.

LICHTENECKER, N. (1938): Beiträge zur morphologischen Entwicklungsgeschichte der Alpen. G. Jahresber. aus Österreich.

NURMINEN, M. (1977): Enchytraeidae (Oligochaeta) from the Großglockner region of the Austrian Alps. Ann, zool Fennici 14, 224–227.

OZENDA, P. (1988): Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum (aus dem Französischen übersetzt v. H. Mayer u. A. Zirnig). IX u. 353 S., Verl. Fischer, Stuttgart.

REISIGL, H., und PITSCHMANN, H. (1958–1959): Obere Grenzen von Flora und Vegetation in der Nivalstufe der zentralen Ötztaler Alpen (Tirol). Vegetatio 8, 93–128, 1 Karte, 17 Tab.

SCHMÖLZER, K. (1962): Die Kleintierwelt der Nunataker als Zeuge einer Eiszeitüberwinterung. Mitt. zool. Mus. Berlin, 38, 173–400.

SOLAR, F. (1964): Zur Kenntnis der Böden auf dem Raxplateau. Mitt. öst. bodenk. Ges. 8, 1–72.

THALER, K. (1981): Neue Arachnidenfunde in der nivalen Stufe der Zentralalpen Nordtirols, Österreich (Aranei, Opiliones, Pseudoscorpiones). Ber. nat. med. Ver. Innsbruck 68, 99–105.

THALER, K. (1988): Arealformen in der nivalen Spinnenfauna der Ostalpen (Arachnida, Aranei). Zool. Anz. 220, 233–244.

VARESCHI, V. (1938): Von den Pflanzen des nivalen Lebensraumes. Z. D. Alpenver. 69, 10–17.